An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17: 25-31, 1986

T.P.

CONFERENCIAS

LA SISTEMATICA EN LA REVOLUCION DARWINIANA

EDWARD O. WILEY

La revolución darwiniana causó cambios fundamentales en las actitudes de la comunidad científica (Ghiselin, 1969; Hull, 1973; Ruse, 1979). A pesar de ello, como lo argumenta de Queiroz (1987), esta revolución en actitudes no afectó a uno de los campos más importantes de la biología: la sistemática y la taxonomía. Casi 100 años después de la publicación de **El origen de las especies** (Darwin, 1859), un entomólogo alemán llamado Willi Henning (1950) intentó reformar la sistemática de manera tal que ésta y la taxonomía se incorporaran completamente al paradigma darwiniano. El objetivo de Henning (1950) no era revolucionario (Wolfgang Henning, comm. pers.), sino evolucionario. Esto significa que Henning consideraba a su sistema de clasificación como una extensión de la revolución darwiniana, el complemento de dicha revolución aplicada a la sistemática.

La historia de la receptividad que tuvieron las ideas de Henning en la comunidad científica ha sido trazada por Dupuis (1978-1984). Las ideas de Henning fueron básicamente olvidadas hasta la publicación en inglés de su texto **Sistemática Filogenética** (Henning, 1966). Varios autores apoyaron las ideas de Henning (entre los primeros en apoyar esta ideas se encuentran: Brundin 1966 y Nelson 1969), pero también varios prominentes sistemáticos se resistieron a estas ideas (entre estos Mayr 1969 y Darlington 1970, son claros ejemplos).

Los propósitos de Henning (1966, 1968) eran modestos (por lo menos desde mi perspectiva), y consisten en 2 puntos principales:

1) El axioma primario de la evolución establece que los organismos están realacionados por ancestros comunes.

2) Las clasificaciones biológicas deben reflejar la historia de estos ancestros comunes si intentan ser verdaderamente darwinianas.

de Queiros (1987) señala que uno de los principales problemas en la aplicación de las ideas de Henning, radica en que muchas de las definiciones de evolución que actualmente se usan (y en consecuencia los conceptos de "relación") no incorporan el axioma básico, y en cambio normalmente definen evolución en términos de proporción de cambio en el tiempo. El concepto pre-darwiniano de "relación", como concepto metafórico basado en similitud, se siguió usando en la era post-darwiniana y, por consiguiente, dando la equívoca impresión de que existen dos conceptos de "relación" ("sanguínea" y "de similitud") que deben ser bálanceados para obtener una verdadera clasificación biológica (Mayr 1974). A pesar de esto, como repetidamente indica de Queiroz (1987) y autores anteriores a él (incluyendo Henning 1966, 1968):

"... equating relationships with similarity grants biological taxonomies independence from the concept of evolution and leaves this concept (evolution) the role of more interpretation. In contrast, equating relationships with common ancestry makes systematics fundamentally evolutionary (de Queiroz, 1987)".

Museum of Natural History, University of Kansas. Lawrence, Kansas 66045. U.S.A.

LA REVOLUCION QUE NUNCA OCURRIO

La revolución darwiniana no tuvo impacto alguno en la sistemática (Hull 1987; de Queiroz 1987). de Queiroz (1987) sugiere que la revolución darwiniana nunca ocurrió en sistemática debido a que los conceptos de "clasificación" y de "taxon" usados después de 1859 fueron exactamente los mismos que los utilizados por los sistemáticos pre-evolucionistas. Incluso el concepto de "relación" fue (y a veces todavía es) igualado con el de "similitud".

La clasificación tradicional trata a los taxones (grupos de organismos) como clases definidas por caracteres. La biología evolutiva post-darwiniana considera estas clases como entidades naturales y en consecuencia no encuentra razón en cambiar los métodos de la taxonomía o su producto. Entonces la metáfora de las relaciones entendidas como similitudes por los taxónomos pre-darwinianos fue transferida, sin cambios, como la base de la relación de los organismos en el mundo post-darwiniano.

Darwin (1859) entendía que la palabra "relación" cambiaba de significado tan pronto como los biólogos se transformaran en evolucionistas. Darwin incluso sugirió que las clasificaciones deberían transformarse en genealógicas, ej. mostrar las relaciones de ancestros comunes, a la vez que pensaba que los taxónomos ya estaban logrando este objetivo (Darwin 1859:484). de Queiroz (1987) sugiere que algunos (quizás todos) de los fundadores de la Teoria Sintética compartían la visión de Darwin. La taxonomía estaba "pre-adaptada" al paradigma evolutivo. Las consecuencias de estas actitudes han sido revisadas por Stevens (1984), quién sugirió que como resultado el desarrollo de la metodología de la taxonomía fue, de hecho, retardado.

REUNIENDO LA EVOLUCION CON LA SISTEMATICA.

Henning (1966, 1968) sugirió que la sistemática podía estar totalmente integrada en el paradigma evolutivo, cuando los sistemáticos reconocieran que relación, en el contexto del paradigma evolutivo, significa "relación de sangre", "relación genealógica", o "relación de ancestro común". Una vez reconocido esto, podrán usarse métodos apropiados para descubrir las relaciones de ancestro común entre las especies. Henning (1966, 1968) mostró por qué debemos esperar que dichas relaciones sean jerárquicas, y por lo tanto factibles de ser expresadas en clasificaciones jerárquicas.

El cambio de carácter (modificación de la frase "descendiente con modificación") es parte de la historia evolutiva. A pesar de ello, una corta reflexión nos permitirá ver por qué las similitudes y las diferencias exhibidas por los organismos son secundarias respecto a las relaciones genealógicas compartidas por los organismos. Las similitudes entre especies pueden explicarse de dos maneras: son similares debido a que el ancestro común a ambas exhibía el carácter (similitud por descendencia común), o han adquirido la similitud independientemente (similitud por convergencia). Las diferencias entre caracteres pueden explicarse de dos maneras: 1) un carácter no es comparable con otro, o 2) un carácter es la modificación de otro. Nótese que cada una de estas distinciones está basada en la relación genealógica de la especie o en el carácter involucrado. El término homólogo se aplica a todos los caracteres que satisfagan el criterio (1) de similitud o el criterio (2) de disimilitud. La significancia de las similitudes y de las diferencias es juzgada por el criterio de ancestro común, por lo tanto el concepto de similitud es secundario al concepto de genealogía.

Algunos investigadores pueden oponerse a esta metodología pues la misma asume la existencia de relaciones de ancestro común. Sin ninguna duda esto es cierto, pero estas son las mismas asumciones que se realizan para cualquier metodología basada en el axioma de evolución.

Henning (1966, 1968) sugirió que si el concepto de ancestro común es primario y el de similitud secundario, entonces las clasificaciones deberían estas basadas en ancestros comunes. En otras palabras, el criterio usado para reconocer los taxones debería ser genealógico (o criterio de ancestro común) si las clasificaciones intentan ser verdaderamente evolutivas. Esta simple proposición tiene muchas más implicaciones. Los taxones son usualmente considerados como clases definidas por caracteres; después de todo nuestro sistema Linneano es llamado una clasificación. Pero, si los taxones en una clasificación verdaderamente evolutiva deberían estar basados en ancestros comunes, entonces los ancestros y no los caracteres son los que realmente definen a los taxones. Los caracteres solo se vuelven útiles

cl ando muestran las relaciones genealógicas. Además, si las clasificaciones son verdaderamente evolutivas, deben de mostrar las relaciones de ancestros comunes que pueden ser descubiertas o que son conocidas. Especialmente, las relaciones genealógicas no pueden ser sacrificadas en orden de enfatizar las particularidades de un grupo o el primitivismo de otro grupo. Las relaciones de ancestro común no pueden ni deben ser subordinadas a opiniones respecto a la similitud o a las clasificaciones tradicionales. Esta idea, que parece ser tan evolutiva, ha sido tratada como revolucionaria por muchos sistemáticos tradicionales.

Una de las razones que ha llevado a ente enfoque es que las ideas de Henning, mientras que son evolutivas desde una perspectiva darwiniana, son de hecho revolucionarias desde la perpectiva de las clasificaciones tradicionales debido a que:

1. Destruyen la noción tradicional de que las especies más similares están más cercanamente relacionadas.

2. Destruye la noción tradicional de que hay una relación entre el grado de distinción de un grupo y su rango taxonómico.

3. Requiere de la aplicación de un método en la reconstrucción de las relaciones filogenéticas diferente a la asociación por grado de similitud.

4. Requiere que los taxónomos aporten evidencia en términos, del primer axioma de la evolución (o sea en términos de relaciones de ancestro común), para sus decisiones taxonómicas.

MONOFILIA, PARAFILIA Y POLIFILIA

Las consecuencias prácticas más importantes del sistema de Henning (1966, 1968), es que taxones naturales son grupos genealógicos completos. Un grupo genealógico completo está compuesto de la especie ancestral (normalmente hipotética) y de todos los descendientes de ese ancestro (Fig. 1). Henning (1966, 1968) calificó estos grupos como monofiléticos. Los grupos monofiléticos son naturales debido a que funcionan en la teoría satisfaciendo el axioma primario: son consecuencia directa de relaciones de ancestros comunes.

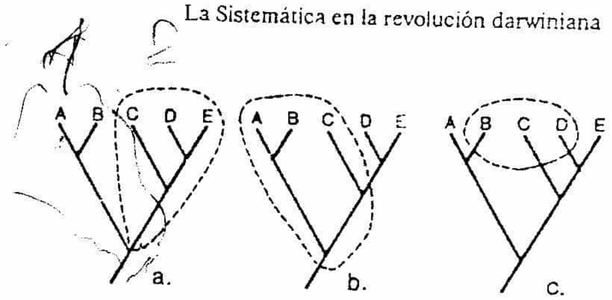


Fig. 1. Representación gráfica de los conceptos de (a) grupo monofilético, (b) grupo parafilético, y (c) grupo polifilético.

Henning (1966, 1968, ver Wiley 1981a) reconoce otras dos clases de grupos. Grupos parafiléticos son aquellos representados por genealogías incompletas que incluyen a la especie ancestral y a parte de sus descendientes. La clase Reptilia es un ejemplo de grupo parafilético. Los grupos polifiléticos no incluyen al ancestro. Los taxónomos tradicionales tienen un concepto diferente de monofilia, el cual incluye en su definición tanto grupos monofiléticos como parafiléticos. Algunos taxónomos todavía insisten en que los grupos parafiléticos son "monofiléticos" (Ashlock 1971, 1974 y 1979; Mayr 1981). A pesar de esto, Hull (1964) y Wiley (1981b) demostraron que las clasificaciones que contienen grupos parafiléticos son lógicamente inconsistentes con las filogenias de los organismos que supuestamente reflejan. Incluso, las clasificaciones que contienen grupos parafiléticos no muestran con exactitud la distribución de las similitudes y las diferencias de los organismos clasificados (Farris 1979, 1983; Wiley 1981b).

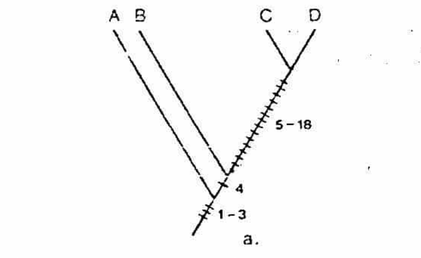
El hecho de que una taxonomía que es lógicamente inconsistente con la historia evolutiva de un grupo, es también una taxonomía que no describe con exactitud la distribución de los caracteres homólogos, no debe sorprendernos. Pero, ¿cómo sabemos si una clasificación es consistente o incosistente con la filogenia?

Para responder a esta pregunta debemos primero obtener una filogenia con la cual los taxónomos tradicionales como Mayr (1974, 1981) y los taxónomos filogenéticos como Henning (1966, 1968) estén de acuerdo. De otra manera, nuestras diferencias pueden no estar relacionadas con la clasificación, sino con la evolución del grupo en si misma. Es importante mencionar que ambos grupos de investigadores aceptan la metodología utilizada para la reconstrucción de la filogenia de los organismos (Henning 1966, 1968; Ashlock

1974; Mayr 1974, 1981; Eldredge and Cracraft 1980; Wiley 1981a). En consecuencia, ésta controversia no se refiere a interpretaciones alternativas de la historia filogenética. Por ejemplo, si analizamos las relaciones de cuatro especies utilizando la metodología actual de análisis filogenético y la información presentada en la Tabla 1, llegaremos al árbol filogenético de la Fig. 2a. La especie B comparte un ancestro común con las especies C y D, el cual no es compartido con la especie A. Por lo tanto B es el grupo hermano (= sister group) de C+D. El ancestro común compartido por B, C, y D es hipotético, pero su existencia real es necesaria para explicar por qué B comparte la sinapomorfía 4(1) con las especies C y D. C y D comparten un ancestro común no compartido con B. Además, el ancestro común de C y D ha adquirido muchas novedades evolutivas durante su evolución. En consecuencia A y B son más similares entre sí, que lo que es B respecto a C o D. En la siguiente discusión la filogenia de la figura 2a será referida como la filogenia original.

Tabla 1. Datos para la figura 1

Taxones	Characters 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
OG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
D	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1



b.
Familia ABCD
Subfamilia AB
Genero A
Genero B
Subfamilia CD
Genero C
Genero D

c.
Familia ABCD
Subfamilia A
Genero A
Subfamilia BCD
Tribu B
Genero B
Tribu CD
Genero C
Genero D

Fig. 2. Filogenia y clasificación. (a) la filogenia original basada en los datos de la Tabla 1, (b) una clasificación tradicional basada en la observación de que A y B son más similares entre si que lo que es B respecto a C y D, (c) una clasificación estrictamente filogenética.

Un taxónomo tradicional (Mayr 1981) clasificaría A y B en un único grupo (parafilético) y produciría la clasificación de la Fig. 2b. Un sistemático tradicional como Mayr (1981) diría que esta clasificación es superior a la clasificación estrictamente filogenética de la Fig. 2c, debido a que equilibra los dos aspectos del concepto de "relación", similitud y descendencia. Incluso justificaría sus conclusiones diciendo que A y B comparten una "zona adaptativa" común. ¿Cómo valoramos esta justificación?

Para ello tomaré como mi tesis la siguiente proposición. Si el axioma de ancestro común es el axioma básico del paradigma darwiniano, entonces las clasificaciones que son verdaderamente evolutivas deben ser lógicamente consistentes con las relaciones genealógicas mostradas en la filogenia original (Fig. 2a). Por "filogenia" quiero significar la estimación (o hipótesis) de la filogenia como lo muestra el análisis de caracteres. Para probar esta tesis debemos saber qué entendemos por "lógicamente consistente". Hull (1964:10) presentó dos criterios: (1) una clasificación (Fig. 2b, 2c) es consistente con la filogenia original (Fig. 2a) si por lo menos una de las posibles filogenias implicadas por la clasificación es la filogenia original, y (2) una clasificación es inconsistente con la filogenia original si, y solamente si, todas las filogenias reconstruídas a partir de la clasificación son diferentes de la filogenia original.

Wiley (1981b) discute estos criterios y la metodología para comparar las clasificaciones con las filogenias. El método consiste de tres pasos: (1) conversión de la clasificación en un diagrama ramificado (el cual no es una filogenia). Este paso permite comparar la clasificación directamente con la filogenia. (2) derivar todas las filogenias alternativas lógicas de la clasificación. En el caso de clasificaciones estrictamente dicotómicas, no habrá alternativas lógicas. En el caso de clasificaciones que listen varios grupos de igual valor jerárquico, habrá tantas filogenias alternativas como posibles soluciones dicotómicas a las ramificaciones múltiples del diagrama (que pueden, de hecho, ser muchos). (3) Buscar las filogenias alternativas que puedan ser derivadas de la clasificación y ver si alguna es idéntica a la filogenia original. Si una de las alternativas es idéntica, entonces la clasificación es lógicamente consistente. Si ninguna de las filogenias alternativas es idéntica a la filogenia original, entonces la clasificación es lógicamente incosistente (o en otras palabras, la clasificación es ilógica bajo el paradigma darwiniano).

Volviendo a la Fig. 2, podemos convertir ambas clasificaciones en diagramas ramificados. El resultado de la conversión de la clasificación tradicional está representado en la Fig. 3a, y la conversión de la reconstrucción filogenética en la Fig. 3b. No hay otras alternativas a la Fig. 3a, debido a que es dicotómica, y no es idéntica con la filogenia original (Fig. 3c). Por lo tanto la clasificación tradicional es lógicamente inconsistente con la filogenia. En contraste, la clasificación filogenética es idéntica con la filogenia original y por lo tanto lógicamente consistente con ella. Previamente he mostrado que todas las clasificaciones que contienen grupos parafiléticos (ej. grupos como A+B de la Fig. 2b) son lógicamente incosistentes con las filogenias de estos grupos. En términos estrictamente darwinianos, las clasificaciones tradicionales violan el axioma de ancestro común, y por lo tanto cualquier declaración de que son superiores a las clasificaciones filogenéticas del tipo discutido por Henning (1966, 1968) o Wiley (1981a, b) son falsas. Uno no puede violar el axioma básico de la evolución y proclamar que produce una clasificación superior bajo el paradigma de la revolución darwiniana.

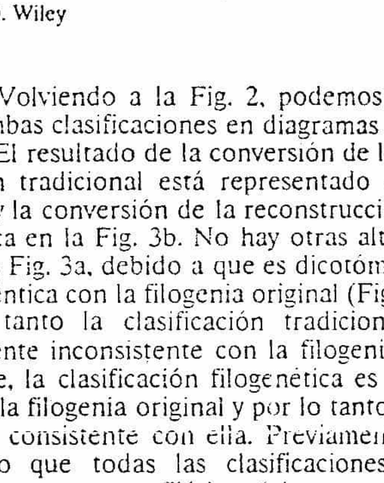


Fig. 3. Consistencia y clasificación. (a) la clasificación tradicional (Fig. 2a) convertida en un diagrama ramificado, (b) la clasificación filogenética (Fig. 2c) convertida en un diagrama ramificado, y (c) la filogenia original (Fig. 2a).

Como establece de Queiroz (1987), el persistente reconocimiento de taxones parafiléticos (como ser Reptilia o Pongidae) por los taxónomos, que a la vez aclaman la revolución darwiniana (cf. Mayr, 1974; Simpson, 1961), provee la mejor evidencia de que la revolución darwiniana en si nunca ha ocurrido en la taxonomía.

ALCANZANDO CLASIFICACIONES DARWINIANAS

Clasificaciones verdaderamente evolutivas pueden realizarse sólo si se identifican grupo monofiléticos. Como he dicho anteriormente, grupos monofiléticos son aquellos compuestos por todos los descendientes de un único ancestro (y el ancestro en si mismo, si es que puede identificarse). Desafortunadamente, no podemos observar las filogenias en forma directa, ni identificar los verdaderos ancestros de los grupos que queremos reconocer. En consecuencia lo que debemos mirar son los efectos del ancestro común. Estos efectos son los que Henning (1966, 1968) denomina sinapomorfías. Una sinapomorfía es un carácter homólogo compartido por dos o más especies. De hecho todas las sinampomorfías son apomorfías en algún momento durante la evolución. Considerando una especie ancestral, durante el curso de su ciclo de vida puede aparecer una novedad evolutiva, al principio ésta existe en la población junto con el carácter preexistente (= ancestral o primitivo). Si esta novedad se fija (por procesos variados), se denomina apomorfía. Otras poblaciones relacionadas con ésta retienen el carácter preexistente, el cual es denominado entonces simplesiomorfía (= carácter homólogo compartido y primitivo). Si ésta especie produce una o más especies hijas, les transmitirá este carácter. El carácter es entonces una sinapomorfía (apomorfía compartida o homología derivada y compartida).

La detección de una sinapomorfía es evidencia de ancestro común entre las especies que la comparten. La sinapomorfía es el efecto, mientras que la evolución del carácter es la causa, y el ancestro común es la explicación que une la causa con el efecto.

El verdadero proceso de probar una hipótesis de sinapomorfías y de reconstrucción de relaciones filogenéticas está más allá del objetivo de este trabajo. Detalles pueden ser encontrados en Henning (1966, 1968), Eldredge and Cracraft (1980), y Wiley (1981a). Controversias al respecto se encuentran en los diferentes números de la revista Systematic Zoology. En estos momentos la comunidad filogenética ha establecido las bases de trabajo, pero muchos detalles sólo se han resuelto luego de 20 años de intenso trabajo. Estos incluyen problemas tales como el rol que el concepto de parsimonia juega en el sistema (Farris 1983; Sober 1983; Kluge 1984), los detalles lógicos de comparaciones con grupos gemelos

(= outgroups) (Maddison, Donoghue y Maddison 1984), y las estrategias para la construcción de árboles utilizando técnicas de computación. Otras controversias permanecen planteadas, incluyendo el rol de los argumentos ontogenéticos en la determinación de sinapomorfías (Brooks y Wiley 1985; Kluge 1985; Nelson 1985; de Queiroz 1986), la relación entre sistemática y evolución (contrastar Wiley 1981a, con Nelson y Platnick 1981) y la naturaleza de los taxones como entidades (Ghiselin 1974; Hull 1976) o como clases naturales (Nelson y Platnick 1981).

CONCLUSIONES

La sistemática puede unirse a la revolución darwiniana solamente cuando los sistemáticos acepten y apliquen el principio general de genealogía como axioma integral de su campo de trabajo. Henning (1966, 1968) aportó una metodología de investigación explícita, la sistemática filogenética, la cual provee a la comunidad sistemática con las herramientas necesarias para descubrir las relaciones de ancestro común y la filosofía básica para transformar nuestros descubrimientos en una clasificación que pueda ser utilizada en investigaciones evolutivas. La sistemática puede retomar su lugar como la disciplina evolutiva primaria si los sistemáticos empleasen estas herramientas. La teoría evolutiva ha sufrido por largo tiempo la carencia de una sistemática verdaderamente evolutiva.

Agradecimientos: al comité organizador y al Dr. Francisco Sais por haberme invitado y por haber hecho posible mi participación en el Congreso Latinoamericano de Zoología. Extiendo mi agradecimiento al Sr. Rafael de Sá por haber traducido mi presentación al español. Finalmente, quiero agradecer al Sr. Kevin de Queiros por haber escrito un trabajo claro e interesanta, que meinspiró a pensar sobre el tema.

REFERENCIAS

ASHLOCK, P. D. 1971. Monophyly and associated terms. Syst. Zool. 20:63-69.
ASHLOCK, P. D. 1974. The uses of cladistics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:81-99.
ASHLOCK, P. D. 1979. An evolutionary systematist's view of classification. Syst. Zool. 28:441-450.
BROOKS, D. R., and E. O. WILEY. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. Cladistics 1:1-11.
BROOKS, D. R., and E. O. WILEY. Evolution as entropy. Towardsa unified theory of biology. University of Chicago Press, Chicago.
BRUNDIN, L. 1966. Transantartic relationships and theirsignificance, as evidenced by chironomid midges. Kungl. Svenska Vetenskap. Handl. 11:1-472.
DARLINGTON, P.J., Jr. 1970. A practical criticism of Henning-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antartic Biogeography. Syst. Zool. 19:1-18.
DARWIN, C. R. 1859. On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London.
DE QUEIROZ, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic-systematics. Syst. Zool. 34:280-299.
DE QUEIROZ,K. 1987. Systematics and the Darwinian Revolution. Philos. Sci. (in press).
DUPUIS, C. 1978. Permanence et actualité de la systematique: La "Systematique Philogenetique" de W. Hennig (Historique, Discussion, choix de references). Cashiers des Naturalistes 34:1-69.
DUPUIS, C. 1984. Willi Hennig's impact on taxonomic thought. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15:1-24.
ELDREDGE, N., and J. CRACRAFT. 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Columbia University Press, New York.
FARRIS,J. S. 1979. The information content of the phylogenetic system. Syst. Zool. 28:483-519.
FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Advances in Cladistics, vol. 2. Columbia University Press, New York: 7:36.
GHISELIN, M. T. 1969. The triumph of the Darwinian method. University of California Press, Berkeley.
GHISELIN, M. T. 1974. A radical solution to the species problem. Syst. Zool. 23:536-544.
HENNIG, W. 1950. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Duetscher Zentralvertlag, Berlin.
HENNIG, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press. Urbana.
HENNIG. W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Editorial Universitaria de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina.
HULL, D. L. 1964. Consistency and monophyly. Syst. Zool. 13:1-11.
HULL, D. L. 1973. Darwin and his critics: the reception of Darwin's theory of evolution by the scientific community. Harvard University Press, Cambridge, MA.
HULL, D. L. 1976. Are species really individuals? Syst. Zool. 25:174-191.
HULL, D. L. 1987. Science as a process: An evolutionary account of the social and conceptual developments of science. University of Chicago Press, Chicago, IL.
KLUGE, A. G. 1984. The relevance of parsimony to phylogenetic inference. In: Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history (T. Duncan and T. Stussey, eds.). Columbia University Press, New York: 24-38.
KLUGE, A. G. 1985. Ontogeny and phylogenetic systematics. Cladistics 1:13-27.
MADDISON, W. P., M. J. DONOGHUE, and D. R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool. 33:83-103.

MAYR, E. 1969. Principles of Systematic Zoology, McGraw-Hill, New York.
MAYR, E. 1974. Cladistic analysis or cladistic classification? Zeitsch. zool. Systemat. Evolut.-forsch. 12:94-128.
MAYR, E. 1981. Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. Science 214:510-516.
NELSON, G. J. 1969. Gill arches and the phylogeny of fisches, with notes on the classification of vertebrates. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 141:475-552.
NELSON, G. J. 1985. Outgroups and ontogeny. Cladistics 1:29-45.
NELSON, G. J., and N. I. PLATNICK. 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
RUSE, M. 1979. The Darwinian revolution. University of Chicago Press, Chicago, IL.
SIMPSON, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York.
SOBER, E. 1983. Parsimony in systematics: Philosophical issues. Ann. Rev. Ecol. Syst. 14:335-357.
STEVENS, P. F. 1984. Metaphores and typology in the development of botanical systematics 1690-1960, or the art of putting new wine into old bottles. Taxon 33:169-211.
WILEY, E. O. 1981a. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley-Interscience, New York.
WILEY, E. O.1981b. Convex groups and consistent classifications. Syst. Bot. 6: 346-358.